

CAPÍTULO 8 :

Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae)

Francisco José Cabrero-Sañudo
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal,
Instituto de Ecología A.C.,
Km 2,5 carretera antigua a Coatepec
#351, Congregación El Haya.
91070 Xalapa, Veracruz (México)
fcabrero@gmail.com

Marco Dellacasa
Università di Pisa.
Centro Interdipartimentale.
Museo di Storia Naturale e
del Territorio.
Via Roma 79.
56011 Calci, Pisa (Italia)
dellacasa@museo.unipi.it

Imelda Martínez M.
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal,
Instituto de Ecología A.C.,
Km 2,5 carretera antigua a Coatepec
#351, Congregación El Haya.
91070 Xalapa, Veracruz (México)
imelda.martinez@inecol.edu.mx.

& Giovanni Dellacasa
C.P. 921,
16121 Genova (Italia).

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er cer Milenio M3M, vol. 7 (2007)
I. S. B. N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 69 – 92.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LOS APHODIINAE MEXICANOS (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA: APHODIIDAE)

**Francisco José Cabrero-Sañudo,
Marco Dellacasa, Imelda Martínez M.
& Giovanni Dellacasa**

Resumen: Se presenta una actualización sobre el conocimiento taxonómico, biogeográfico y biológico de la subfamilia Aphodiinae para México, así como una breve presentación histórica-bibliográfica de los taxones. Hasta el momento se han citado un total de 107 especies, incluidas en 43 géneros y tres tribus (Aphodiini, Didactyliini y Proctophanini). No obstante, se estima que únicamente se conoce el 70% de las especies en menos de la mitad de los estados del país. La riqueza de especies conocida para cada estado es muy heterogénea y no está relacionada con el área, pero sí positivamente con el número de citas, las cuales presentan un número menor en aquellos estados exclusivamente neotropicales o neárticos, y mayor en el Eje Neovolcánico y otras zonas montañosas. México presenta un alto porcentaje de especies endémicas de bajo rango de distribución, lo que indica que se carece de suficiente información biogeográfica y/o que existirían diversos enclaves que habrían actuado como refugios o centros de especiación para esta subfamilia. Por otra parte, existen más trabajos de biología de Aphodiinae en México que en otras regiones. Los sistemas reproductivos de Aphodiinae son bastante homogéneos; sólo el género *Cephalocyclus* presenta características anatómicas diferentes. La fenología y los ciclos reproductivos se conocen en algunas especies presentes en las comunidades de la parte oriental del Eje Neovolcánico, siendo la mayoría univoltinas. Continuar con el estudio de los Aphodiinae en México se enfrenta a una serie de problemas, destacando la escasez y disminución de taxónomos y recursos, la carencia de una buena colección de referencia y la progresiva destrucción de ecosistemas y especies.

Palabras clave: Aphodiinae, Aphodiidae, Scarabaeoidea, Coleoptera, México, riqueza de especies, distribución geográfica, biología, lista de especies

Present state of knowledge of Mexican Aphodiinae (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae)

Abstract: We present here an update of the taxonomic, biogeographic, and ecologic knowledge about the Aphodiinae subfamily in Mexico, as well as a brief historic-bibliographic presentation of these taxa. A total of 107 species, included in 43 genera and three tribes (Aphodiini, Didactyliini, and Proctophanini) have been cited so far for Mexico. Nevertheless, it has been estimated that only a 70% of species are known for less than half the states. The known species richness for each state is very heterogeneous and not related to area, but to the number of quotations, which present lower numbers in those states exclusively Neotropical and Nearctic and higher ones at the Neovolcanic Axis and other mountainous areas. Mexico holds a high percentage of low range endemic species, what could point to a lack of enough biogeographic information and/or to the existence of several enclaves that would have acted as refuges or speciation centers for this subfamily. On the other hand, there are more biology studies for Aphodiinae in Mexico than in other regions. The reproductive systems are very similar among Aphodiinae; only *Cephalocyclus* genus shows different anatomical characteristics. Phenology and reproductive cycles are known for a few species at the Oriental Neovolcanic Axis, being most of them univoltine.

The study of Mexican Aphodiinae confronts several problems, emphasizing the shortage and decrease of taxonomists and resources, the lack of a good reference collection, and the progressive destruction of both ecosystems and species.

Key words: Aphodiinae, Aphodiidae, Scarabaeoidea, Coleoptera, Mexico, species richness, geographic distribution, biology, species list

L'état actuel de la connaissance des Aphodiinae mexicains (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae)

Résumé: Ce travail est une mise au point sur les connaissances acquises en taxonomie, biogéographie et biologie chez les représentants de la subfamilie Aphodiinae présents au Mexique; il donne une brève présentation historique de l'étude des genres et des espèces, ainsi que l'évolution chronologique des citations dans chaque Etat. A ce jour, 107 espèces appartenant à 43 genres et

trois tribus (Aphodiini, Didactyliini et Proctophanini) sont citées du Mexique. On estime que seulement dans moins de la moitié des Etats mexicains on connaît le 70% des espèces. La richesse spécifique apparaît très différente selon les Etats considérés. Le nombre des citations pour chaque état est hétérogène: il y a peu de citations pour les Etats exclusivement néotropicaux, nettement plus pour ceux situés dans la chaîne néovolcanique et les autres zones montagneuses. En revanche, il existe un pourcentage important d'espèces endémiques. D'autre côté, il existe plus de travaux sur la biologie des Aphodiinae du Mexique que sur ceux des autres régions. L'appareil reproducteur des Aphodiinae montre des caractères anatomiques très constants au sein de la tribu, sauf celui des représentants du genre *Cephalocyclus* qui présente des caractéristiques différentes. La phénologie et les cycles reproductifs ne sont connus que pour quelques espèces de l'aire orientale de la chaîne néovolcanique, la plupart de ces espèces étant univoltines. La poursuite de l'étude des Aphodiinae du Mexique se heurte à une série de problèmes, tels que l'insuffisance des spécialistes en taxonomie, la faiblesse des moyens, l'absence d'une collection de référence fiable et la destruction progressive des écosystèmes et des espèces.

Mots clés: Aphodiinae, Aphodiidae, Scarabaeoidea, Coleoptera, Mexico, richesse spécifique, distribution géographique, liste des espèces.

Introducción

Al igual que sucede con la mayoría de los grupos de insectos, los estudios dirigidos al orden Coleoptera son relativamente escasos en comparación con el número existente de especies. Dentro de Scarabaeoidea, el grupo conocido con el nombre de escarabajos coprófagos reúne a nivel mundial más de 8000 especies descritas de las familias Scarabaeidae y Geotrupidae (Dellacasa, 1991; Martín-Piera & López-Colón, 2000; Howden, 2003), de las que poco más de 300 se encuentran en la República Mexicana (Deloya, 2003; Howden, 2003; Morón *et al.*, 2003). Las especies de estas familias son importantes desde el punto de vista biológico, ecológico y económico debido a su relación con el estiércol para su alimentación, reproducción y desarrollo preimaginal (Halfpter & Edmonds, 1982). Como consecuencia de su relación con el excremento de grandes vertebrados (Hanski, 1991a), la mayoría de estas especies presentan unas adaptaciones morfológicas, ecológicas y de comportamiento dirigidas a la explotación de este recurso.

El grupo popularmente más estudiado a nivel mundial ha sido el de la familia Scarabaeinae, seguida a continuación por Geotrupinae y Aphodiinae. La mayoría de los estudios efectuados se encuentran dirigidos a la alfa-taxonomía, aunque también es considerable el número de estudios ecológicos y biogeográficos existentes para los coleópteros coprófagos; por el contrario, sólo existen unos cuantos dedicados a la biología general de las especies de cada uno de estos grupos.

La subfamilia Aphodiinae tampoco ha recibido en México una atención similar a la dirigida hacia otros grupos de escarabajos coprófagos hasta hace relativamente unos pocos años. En este trabajo presentamos una actualización del conocimiento taxonómico, biogeográfico y biológico de las especies de la subfamilia para México.

¿Quiénes son los Aphodiinae?

La subfamilia Aphodiinae es el grupo más numeroso de especies dentro de la familia Aphodiidae (clasificación *sensu* Dellacasa, 1987). La mayoría de los Aphodiinae presentan una relación endocóprida o moradora con el excremento, puesto que comen y se reproducen en su interior, a diferencia de los Scarabaeinae y de los Geotrupinae, con costumbres telecó-

pridas y/o paracópridas (Halfpter & Edmonds, 1982; Cambefort, 1991).

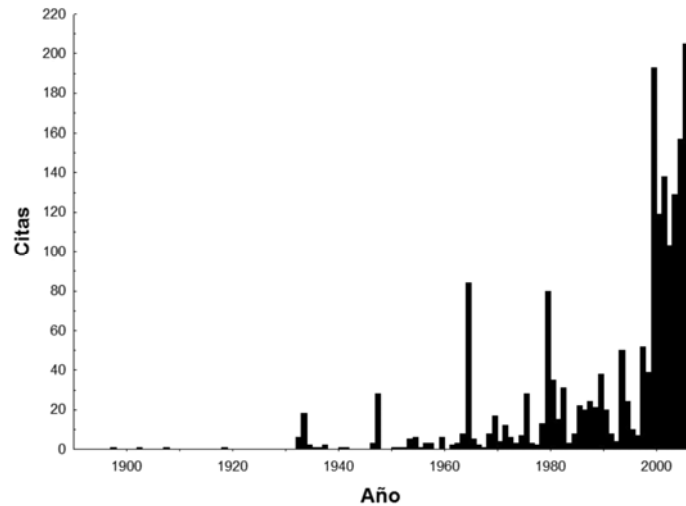
Los Aphodiinae muestran una distribución mundial (Dellacasa, 1987, 1988a, b, 1991, 1995) y su diversidad genérica y específica es una de las mayores dentro de Scarabaeoidea. Hasta recientemente, la mayor parte de los taxones supraespecíficos dentro de Aphodiinae eran considerados subgéneros dentro del género *Aphodius*, pero tras la revisión de Dellacasa *et al.* (2001a), se reconoció un número actual de géneros mundiales de alrededor de 200 (Bordat, 1999, 2003; Dellacasa & Dellacasa, 2000a, b, 2005; Stebnicka, 2000; Dellacasa *et al.*, 2001a, 2002a, b, 2004a, c; Ochi & Kawahara, 2001; Masumoto & Kiuchi, 2001; Ziani, 2002; Gordon & Skelley, 2007). Al mismo tiempo, el número de especies reconocidas supera las 2000 (Dellacasa, 1991).

Dentro de las comunidades de escarabajos del estiércol situadas en latitudes templado-frías del hemisferio norte, los Aphodiinae son el grupo de especies predominante (Hanski, 1991b), así como en las situadas en la región Neártica (Lobo, 2000). No obstante, para las regiones subtropicales y tropicales estas especies se encuentran menos estudiadas (Hanski, 1991a; Kohlmann, 1991).

Antecedentes históricos en México

Muchos de los géneros presentes en México publicados antes de 1913 se habían descrito mediante especies tipo no mexicanas; la mayor parte de estos géneros corresponden a grupos de amplia distribución que presentan también especies en el territorio mexicano, como *Oxyomus*, *Calamosternus* o *Agrilinus*. El primer género, inicialmente considerado como subgénero de *Aphodius*, descrito para México fue *Coelotrachelus* por A. Schmidt (1913), mediante la especie *C. kuntzeni* (A. Schmidt, 1913). A. Schmidt también publicó en el mismo año ocho subgéneros más de *Aphodius* (posteriormente considerados géneros), cuya distribución abarca México (como *Blackburneus*, *Drepanocanthoides*, *Gonaphodiellus* o *Pseudagolius*), pero con especies cuya localidad tipo no se encontraba en México, sino en Estados Unidos o en Centro y Suramérica. Posteriormente, Saylor (1937) describe otro género con especies distribuidas también en México (*Xeropsamobeus*) y Balthasar (1942, 1945, 1963) otros

Fig. 1. Progresión del número de citas realizadas por año (1897-2006) en el territorio mexicano (información obtenida de la base de datos AphoMex; F. J. Cabrero-Sañudo, datos inéditos).



tres subgéneros, elevados más tarde a géneros, también con presencia en el país (*Australaphodius*, *Trichonotuloides* y *Aidophus*).

Desde entonces y hasta finales del siglo XX y comienzos del XXI, no vuelven a describirse nuevos géneros para México. Así, Giovanni y Marco Dellacasa y Gordon describen *Cephalocyclus* e *Imelda* a partir de especies presentes en el antiguo subgénero *Platyderides* Schmidt A., 1916 (Dellacasa *et al.*, 1998, 2002b), *Neotrichonotulus* a partir de especies presentes en el subgénero *Trichonotulus* (Dellacasa *et al.*, 2004a), y *Jalisco* y *Pseudogonaphodiellus* a partir de dos nuevas especies (Dellacasa *et al.*, 2004c, 2007c). Todos estos géneros son endémicos mexicanos, salvo *Cephalocyclus*, que, aunque la mayoría de sus especies se encuentran en México, también se extiende hacia Estados Unidos, Guatemala y Costa Rica (Dellacasa *et al.*, 2007a). Por último, Gordon y Skelley (2007) han descrito hasta nueve nuevos géneros adicionales presentes en México a partir de la revisión de especies de la tribu Aphodiini realizada para toda Norteamérica.

Aunque a finales del siglo XVIII y comienzos del XIX ya se habían descrito algunas pocas especies de Aphodiinae con presencia en México, hasta 1835 no se describió la primera especie exclusivamente a partir de ejemplares capturados en este país, *Liothorax innexus* (Say, 1835), como *Aphodius innexus*. Esto ocurre casi un siglo antes de describir el primer género de Aphodiinae en México. Say también describió otras cinco especies cuya distribución abarca México (1823, 1825, 1835). Otros autores que también destacan durante el siglo XIX son Le Conte, describiendo otras diez especies norteamericanas que se han citado también para México (1850, 1857, 1858, 1878), Harold con trece especies (1859, 1862, 1863, 1871, 1874), Horn con cuatro (1870, 1887) y Bates con nueve (1887, 1889).

A. Schmidt (1907a, b, 1909, 1911a, b, 1913, 1916) y Fall (1907) publican a principios del siglo XX once y tres especies, respectivamente, de Aphodiinae presentes en México. La descripción de nuevas especies en México queda un poco estancada hasta finales del primer tercio y mediados del siglo XX, momento en el cual destacan Fall (1932), Hinton (1934), Robinson (1940), Cartwright (1944, 1957) e Islas (1945,

1955a, b) describiendo dieciséis especies adicionales, en total. Hasta los años 70s, Gordon y Howden no vuelven a describir otras seis especies, asociadas con nidos de tuzas (Gordon & Howden, 1973; Gordon, 1977a). Posteriormente, Deloya y colaboradores publican otras cuatro especies de Aphodiinae, también asociadas a nidos de roedores o de alta montaña (Deloya & McCarty, 1992; Deloya & Lobo, 1995; Deloya & Ibáñez-Bernal, 2000). Tres grupos de autores han destacado a comienzos de este siglo, con nuevas descripciones de especies: Galante, Stebnicka y Verdú (2003), con una especie descrita de Aphodiinae; G. y M. Dellacasa y Gordon (Dellacasa *et al.*, 2004c, 2007a, c), con hasta diez especies descritas, la mayoría del género *Cephalocyclus*; y, Gordon y Skelley (2007), con tres nuevas especies norteamericanas presentes también en México.

Gracias a una extensiva búsqueda bibliográfica sobre la familia Aphodiidae en México junto a una revisión de ejemplares de diversas colecciones y nuevas capturas de material en el campo, se ha elaborado durante estos últimos años una base de datos con el nombre de AphoMex (Aphodiidae Mexicanos; Cabrero-Sañudo, datos inéditos), que pretende contener toda la información disponible de citas para la familia Aphodiidae en la República Mexicana. Actualmente sigue en progreso y reúne cerca de 3750 citas, de las que alrededor de 2500 pertenecen a la subfamilia Aphodiinae. En la Figura 1 se puede observar una progresión anual de las citas obtenidas para Aphodiinae desde 1897 (año del primer ejemplar citado para México del que se guarda la fecha) hasta el año 2006, extraída a partir de esta base de datos.

En general, la recolección de individuos de Aphodiinae es muy escasa hasta los años sesenta del siglo XX. Sólo se diferencian en este periodo dos momentos de aumento de capturas: 1932-34, gracias a los esfuerzos de H. E. Hinton y R. L. Usinger; y, 1947, por las capturas de los miembros de la Expedición D. Rockefeller, que se realizó dicho año en México. El pico de capturas observado a mediados de los años sesenta está relacionado principalmente con los muestreos llevados a cabo por J. E. H. Martin, W. C. McGuffin y, sobre todo, el especialista en Coleoptera H. F. Howden. La inmensa mayoría de capturas realizadas hasta este momento tienen como protagonistas

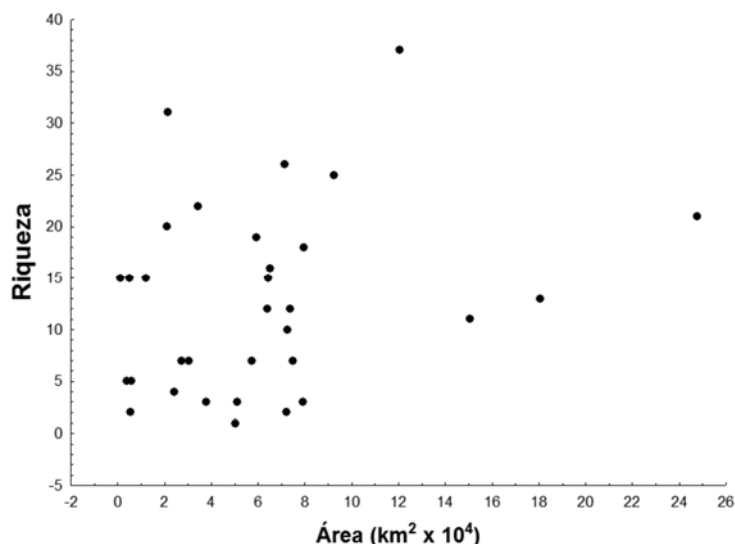


Fig. 2. Relación entre la riqueza de especies de Aphodiinae y el tamaño del área de los estados mexicanos.

a colectores no mexicanos, pero a continuación y hasta finales de los años setenta comienza a prestarse atención a los Aphodiinae dentro del país; así, muchos de los muestreos son realizados principalmente, además de por H. F. Howden, por los escarabeidólogos G. & V. Halffter, M. A. Morón y P. Reyes. Desde comienzos de los años ochenta a finales de los noventa hay un ligero aumento en el número de colectas de Aphodiinae, para las que destacan principalmente los investigadores S. Anduaga, C. Deloya, J. M. Lobo, M. A. Morón y, sobre todo, M. Zunino, al que se debe el pico más acentuado en este período. Desde finales de los años noventa hasta el presente, se ha dirigido un creciente interés al estudio de los Aphodiinae mexicanos, lo que ha desembocado en una duplicación o triplicación de los datos anuales obtenidos previamente. En estos últimos años la mayor parte de las citas corresponden a F. J. Cabrero-Sañudo, M. Cruz, C. Fresi, E. Montes de Oca, M. T. Suárez, N. Trotta-Moreu, y, especialmente a, I. Martínez M. y M. Dellacasa.

Diversidad conocida de Aphodiinae en México

En la República Mexicana se han citado hasta el momento 43 géneros de Aphodiinae: 41 de Aphodiini, uno de Didactyliini y uno de Proctophanini (Tabla I; ver también Apéndice 1). Este número representa alrededor de un 22% del total del número de géneros mundiales. En la última revisión de la subfamilia Aphodiinae para la República Mexicana, realizada por Deloya (2003), se contabilizaron un total de 49 especies. Nosotros hemos revisado toda la literatura relacionada con la subfamilia Aphodiinae para México y diversas colecciones disponibles (base de datos AphoMex, y ver Apéndice 1); según nuestros resultados, actualmente se encontrarían citadas para México un total de 107 especies (aunque nueve de ellas aún necesitan ser confirmadas).

Si observamos la riqueza de especies de Aphodiinae conocida para cada estado mexicano, podemos apreciar que ésta es muy heterogénea. Existen estados donde se ha encontrado una riqueza particu-

larmente baja (por ejemplo, sólo se han observado de una a tres especies de Aphodiinae en Aguascalientes, Baja California Sur, Campeche, Quintana Roo, Tamaulipas o Yucatán), mientras que existen estados en los que el número de especies es bastante elevado (por ejemplo, nos encontramos hasta 25 especies en Oaxaca, 26 en Veracruz, 31 en el Estado de México, ó 37 en Durango; Tabla II).

En general, se ha observado que para cualquier grupo biológico existiría una relación positiva entre la riqueza de especies y el tamaño del área, de modo que superficies mayores tendrían una riqueza superior de especies que superficies inferiores, hasta alcanzar una asíntota correspondiente a un tamaño de área suficientemente grande que incluyera todas las especies posibles. No ocurre lo mismo en México para Aphodiinae, pues cuando se intentó analizar cómo se relacionaban la riqueza estatal y el tamaño de superficie de los diferentes estados, no se pudo determinar ninguna relación aparente ($r_s = 0,27$; $p > 0,05$; Figura 2). De este modo, es razonable pensar que las riquezas observadas de Aphodiinae diferirían de las riquezas reales que esperaríamos encontrar, así como que las riquezas observadas de Aphodiinae podrían depender de otros factores diferentes al área.

Sin embargo, si examinamos la relación existente entre el número de citas realizadas para cada estado (obtenidas a partir de la base de datos AphoMex; Cabrero-Sañudo, datos inéditos) y la riqueza de Aphodiinae observada, comprobamos que se produce una correlación positiva significativa entre ambas ($r_s = 0,68$; $p < 0,05$; Figura 3). Por consiguiente, las riquezas observadas de Aphodiinae en la actualidad dependen sustancialmente del número de citas existentes; dicho de otra manera, en la medida que se aumente el conocimiento faunístico del grupo añadiendo nuevas citas, el número de especies observadas aumentará (y tenderá cada vez más hacia el número de especies real, momento en el que se podrá observar una relación clara entre especies y área).

El número de citas en cada estado mexicano es también heterogéneo; así, existen estados con un gran recuento de citas, como Durango o Veracruz, y estados

Tabla I. Distribución conocida de los géneros de Aphodiinae citados para México

#esp: número de especies conocidas totales (tot.) y mexicanas (mex.), según Dellacasa 1987, 1988a, b, 1991, 1995; Dellacasa & Dellacasa 2005; Dellacasa *et al.* 2002b, 2004c, 2007b, c, d; Gordon & Skelley 2007.

Distribución, según Dellacasa & Dellacasa 2005; Dellacasa *et al.* 2001a, 2002b, 2004c, 2007d; Gordon & Skelley 2007.

Regiones biogeográficas, basadas en Cox & Moore (1993).

AFR: Afrotropical; AUS: Australiana; ORI: Oriental; PAL: Paleártica; NEA: Neártica; NEO: Neotropical; ZTM: Zona de Transición Mexicana.

●: presencia del género. ○: presencia del género (endémico para México).

Género	# esp. tot.	# esp. mex.	Distribución						
			AFR	AUS	ORI	PAL	NEA	NEO	ZTM
Aphodiini									
1 <i>Agoliinus</i> Mulsant & Rey, 1870	27	2	–	–	–	●	●	–	–
2 <i>Agrilinus</i> Mulsant & Rey, 1870	46	3	–	–	●	●	●	●	●
3 <i>Aphodius</i> Illiger, 1798	12	1	–	●	●	●	●	–	●
4 <i>Blackburneus</i> A. Schmidt, 1913	37	5/6?	●	–	●	–	–	●	●
5 <i>Calamosternus</i> Motschulsky, 1859	22	2	●	●	●	●	●	●	●
6 <i>Cephalocycclus</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 1998	21	18	–	–	–	–	●	●	●
7 <i>Cinacanthus</i> A. Schmidt, 1913	14	2	–	–	–	–	●	–	●
8 <i>Coelotrachelus</i> A. Schmidt, 1913	5	5	–	–	–	–	●	–	●
9 <i>Cryptoscatomaseter</i> Gordon & Skelley, 2007	29	2	–	–	–	–	●	–	●
10 <i>Dellacasiellus</i> Gordon & Skelley, 2007	12	6	–	–	–	–	●	–	●
11 <i>Diapterna</i> Horn, 1887	6	1	–	–	–	–	●	–	●
12 <i>Drepanocanthoides</i> A. Schmidt, 1913	6	1	–	●	–	–	●	–	–
13 <i>Flaviellus</i> Gordon & Skelley, 2007	6	1/2?	–	–	–	–	●	–	●
14 <i>Geomyphilus</i> Gordon & Skelley, 2007	16	4	–	–	–	–	●	–	●
15 <i>Gonaphodiellus</i> A. Schmidt, 1913	14	3	–	–	–	–	●	●	●
16 <i>Haroldiellus</i> Gordon & Skelley, 2007	2	2	–	–	–	–	●	●	●
17 <i>Imelda</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2002	1	1	–	–	–	–	–	–	○
18 <i>Jalisco</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2003	1	1	–	–	–	–	–	–	○
19 <i>Labarrus</i> Mulsant & Rey, 1870	24	1/2?	●	●	●	●	●	●	●
20 <i>Liothorax</i> Motschulsky, 1859	10	2/3?	–	–	●	●	●	●	●
21 <i>Melinopterus</i> Mulsant, 1842	22	1	–	–	–	●	●	–	●
22 <i>Mendidius</i> Harold, 1868	40	1	●	–	●	●	●	–	●
23 <i>Neotrichonotulus</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2004	3	3	–	–	–	–	–	–	○
24 <i>Nialaphodius</i> H. J. Kolbe, 1908	4	1	●	–	–	–	●	●	●
25 <i>Oscarinus</i> Gordon & Skelley, 2007	18	4	–	–	–	–	●	●	●
26 <i>Otophorus</i> Mulsant, 1842	1	1	–	–	–	●	●	–	●
27 <i>Oxyomus</i> Dejean, 1833	22	1	●	–	●	●	●	–	●
28 <i>Pardalosus</i> Gordon & Skelley, 2007	7	4	–	–	–	–	●	–	●
29 <i>Pharaphodius</i> Reitter, 1892	126	1	●	–	●	●	●	–	●
30 <i>Planolinellus</i> M. Dellacasa & G. Dellacasa, 2005	1	1	–	–	–	●	●	●	●
31 <i>Planolinoides</i> M. Dellacasa & G. Dellacasa, 2005	4	2?	–	–	–	●	●	–	●
32 <i>Planolinus</i> Mulsant & Rey, 1870	3	1	–	–	–	●	●	–	●
33 <i>Pseudagolius</i> A. Schmidt, 1913	4	4	–	–	–	–	●	–	●
34 <i>Pseudogonaphodiellus</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2007	1	1	–	–	–	–	–	–	○
35 <i>Rugaphodius</i> Gordon & Skelley, 2007	1	1	–	–	–	–	●	–	–
36 <i>Schaefferellus</i> Gordon & Skelley, 2007	1	1	–	–	–	–	●	–	●
37 <i>Stenotothorax</i> A. Schmidt, 1913	23	1	–	–	●	–	●	–	●
38 <i>Tetraclipeoides</i> A. Schmidt, 1913	10	3	●	–	–	–	●	–	●
39 <i>Trichaphodiellus</i> A. Schmidt, 1913	1	1?	–	–	–	–	–	●	–
40 <i>Trichonotuloides</i> Balthasar, 1945	2	1	–	–	–	–	●	–	●
41 <i>Xeropsamobeus</i> Saylor, 1937	2	1	–	–	–	–	●	–	–
Didactyliini									
42 <i>Aidophus</i> Balthasar, 1963	11	1/2?	–	–	–	–	●	●	●
Proctophanini									
43 <i>Australaphodius</i> Baltasar, 1942	4	1?	●	●	–	–	●	●	●

Tabla II. Información taxonómica y biogeográfica conocida de Aphodiinae sobre los estados mexicanos. Número de citas obtenido mediante la base de datos AphoMex (F. J. Cabrero-Sañudo, datos inéditos). La estimación del porcentaje de riqueza de especies conocida por ACE y Chao2 sólo mostrada para aquellos estados que alcanzaran o tendieran hacia una asintota y que obtuvieran porcentajes conocidos de riqueza de especies de Aphodiinae superiores al 70%. Los análisis fueron realizados mediante el programa EstimateS (Colwell, 2005). Se encuentran en negrita aquellos estados para los que se estima que se conoce al menos un 95% de su riqueza de Aphodiinae. La información referida a las regiones biogeográficas comprendidas en cada estado se basa en Morrone (2006). Nea: Región Neártica; Neo: Región Neotropical; ZTM: Zona de Transición Mexicana.

Estados	Riqueza de especies	Citas	ACE (%)	Chao2 (%)	Regiones biogeográficas
Aguascalientes	2	4	–	–	Nea & ZTM
Baja California	10	10	–	–	Nea
Baja California Sur	2	3	–	–	Nea
Campeche	1	2	–	–	Neo
Chiapas	12	99	85,71	85,71	Neo & ZTM
Chihuahua	21	71	–	–	Nea & ZTM
Coahuila	11	26	–	–	Nea & ZTM
Colima	5	5	–	–	Neo & ZTM
Distrito Federal	15	37	–	–	ZTM
Durango	37	337	74,00	74,00	Nea & ZTM
Guanajuato	7	14	–	–	Nea & ZTM
Guerrero	15	45	78,95	88,24	Neo & ZTM
Hidalgo	20	80	74,07	80,00	Nea, Neo & ZTM
Jalisco	18	93	–	72,00	Nea, Neo & ZTM
México	31	158	83,78	86,11	Nea & ZTM
Michoacán de Ocampo	19	161	73,08	79,17	Neo & ZTM
Morelos	15	55	–	83,33	ZTM
Nayarit	7	14	–	–	Neo & ZTM
Nuevo León	16	45	–	84,21	Nea & ZTM
Oaxaca	25	190	92,59	96,15	Neo & ZTM
Puebla	22	80	91,77	91,77	Neo & ZTM
Querétaro	15	50	75,00	83,33	Nea & ZTM
Quintana Roo	3	4	–	–	Neo
San Luis Potosí	12	22	70,59	75,00	Nea, Neo & ZTM
Sinaloa	7	10	–	–	Nea, Neo & ZTM
Sonora	13	18	–	–	Nea & ZTM
Tabasco	4	9	–	–	Neo
Tamaulipas	3	5	–	–	Nea, Neo & ZTM
Tlaxcala	5	5	–	–	ZTM
Veracruz	26	685	92,86	–	Neo & ZTM
Yucatán	3	10	–	–	Neo
Zacatecas	7	21	100,00	100,00	Nea & ZTM

para los que existe un enorme desconocimiento, como Aguascalientes, Baja California Sur, Campeche, Quintana Roo, Tamaulipas o Yucatán (como consecuencia de la correlación entre la riqueza de especies y el número de citas, podemos observar que estos estados coinciden también con los que tienen una baja riqueza de especies). Merece destacarse el hecho de que aquellos estados exclusivamente neotropicales o neárticos se encuentran entre los que poseen un número menor de citas, posiblemente por la concentración superior de muestreos de Aphodiinae en zonas montañosas contenidas dentro de la Zona de Transición Mexicana, donde suelen ser más comunes.

No obstante, es posible estimar para algunos estados el porcentaje de la fauna que se conoce actualmente y así reconocer cuáles se encuentran bien muestreados. Para ello, podemos hacer uso de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies, como Chao2 (un estimador basado en el número de especies

raras) y ACE (un estimador que tiene en cuenta la abundancia de las especies) (Chao, 1987; Chazdon *et al.*, 1998; Colwell & Coddington, 1994). Utilizando el número de citas y la riqueza de especies de cada estado, estos estimadores permitirían extrapolar el total de especies en cada estado (el valor de la asintota de la curva) en el supuesto de que el esfuerzo de muestreo realizado fuera máximo.

Hemos estimado el porcentaje de la riqueza de especies conocida para aquellos estados que contaban con más de 20 citas (considerando que estados con números muy bajos de citas no nos proporcionarían estimas fiables de riqueza); sólo 18 estados contaban con un número superior de citas. Según los estimadores empleados, de los 32 estados que tiene México, sólo Zacatecas y, tal vez Oaxaca, podrían ser los únicos para los que se conociera su número completo o aproximado de especies de Aphodiinae. Además, según los resultados obtenidos, únicamente se cono-

Fig. 3. Relación entre la riqueza de especies de Aphodiinae y el número de citas obtenidas en cada estado mexicano (información obtenida de la base de datos AphoMex; F. J. Cabrero-Sañudo, datos inéditos).

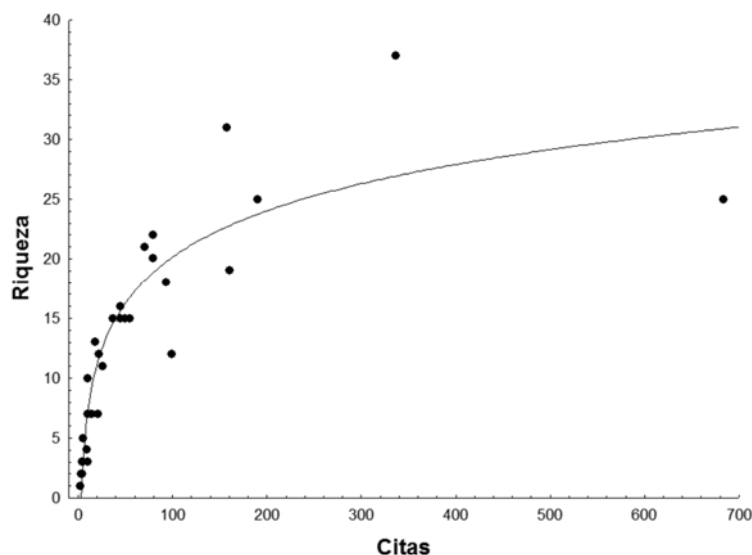
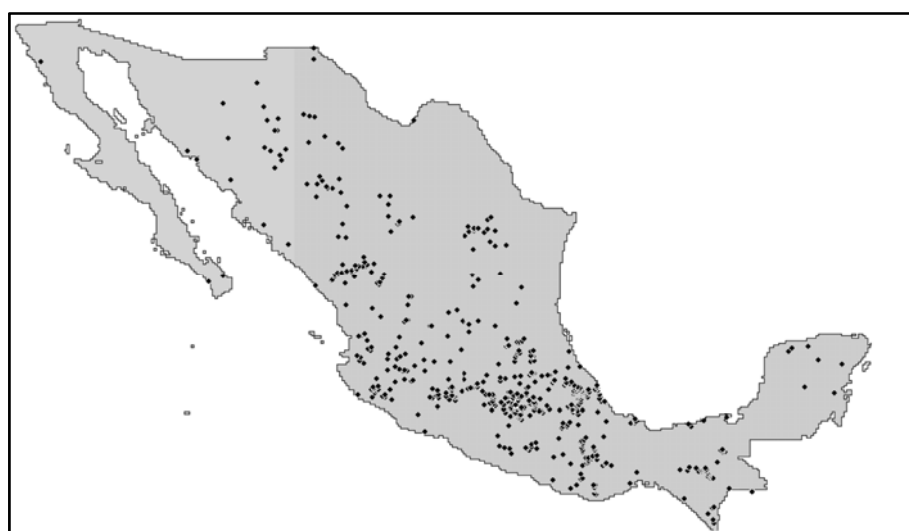


Fig. 4. Mapa de distribución de citas de Aphodiinae en el territorio mexicano (información obtenida de la base de datos AphoMex, a partir de las citas para las que se cuenta con su localización geográfica; F. J. Cabrero-Sañudo, datos inéditos). Las citas se representan mediante puntos negros.



cería como máximo un 70% de la riqueza de especies en apenas 15 estados mexicanos y un 95% en dos estados (Tabla II). Esto nos da una idea del gran vacío de información que se posee para los Aphodiinae en este país.

Si observamos de manera global cómo se reparten geográficamente las citas en el territorio mexicano, independientemente de los estados, se puede destacar el hecho de que existen regiones con una gran concentración de citas, como el Eje Neovolcánico y, principalmente, otras zonas montañosas de la República (Figura 4). Por el contrario, las regiones menos muestreadas de México y que precisarían en el futuro de una mayor prospección serían fundamentalmente la Península de Baja California y el vértice noroccidental del país, toda la frontera norte con los Estados Unidos, la zona del altiplano central, la vertiente del Pacífico guerrerense, la vertiente tamaulipeca del Golfo, el istmo de Tehuantepec y la Península de Yucatán. Todas estas regiones guardan en común un clima más cálido, árido o tropical en comparación con las zonas montañosas del centro. Posiblemente, algunas de estas regiones hayan podido ser algo muestreadas anteriormente, pero, a consecuencia de que pueda haber en ellas un menor número de especies de

Aphodiinae adaptadas a dichas condiciones, no han debido ser tradicionalmente demasiado populares para realizar muestreos de este grupo.

Distribución y origen de Aphodiinae en México

En la Tabla I se resume la distribución conocida de los géneros de Aphodiinae presentes en México.

La mayoría de los géneros Aphodiinae presentes en México se encuentran distribuidos en la región Neártica y en la Zona de Transición Mexicana, habiendo un menor número distribuidos por la región Neotropical. Muchos de los géneros presentes en México se encuentran distribuidos también en la región Paleártica y en menor medida en la Oriental, Afrotropical y Australiana (con esta última se comparten básicamente géneros de amplia distribución o introducidos). Una gran mayoría de géneros son multiespecíficos, aunque en México sólo se encuentran presentes un número limitado de especies pertenecientes a estos; ello da una idea de la importancia que ha podido tener la dispersión, sobre todo en el sentido norte-sur, en la configuración de la fauna de Aphodiinae mexicana. No obstante, también hay una pequeña

aportación de géneros con un posible origen gondwaniano, como *Blackburneus* o *Nialaphodius*.

Existen géneros de Aphodiinae presentes en México que son exclusivos de la región Neártica (como *Rugaphodius* o *Xeropsamobeus*), géneros exclusivos de la región Neártica y de la Zona de Transición Mexicana (como *Diapterna*, *Pseudagolius* y *Trichonotuloides*) y géneros exclusivos de la Zona de Transición Mexicana (como *Imelda*, *Jalisco*, *Neotrichonotulus* o *Pseudogonaphodiellus*). Sin embargo, no se han citado para México géneros exclusivamente neotropicales (salvo tal vez, si se llega a confirmar su presencia, *Trichaphodiellus*) ni de la región Neotropical y de la Zona de Transición Mexicana al mismo tiempo, pero sí se han observado géneros exclusivos conjuntamente de las regiones Neártica, Neotropical y de la Zona de Transición Mexicana (como *Cephalocyclus*, con una afinidad orófila, y *Gonaphodiellus*, *Haroldiellus* o *Aidophus*, con una afinidad esencialmente meridional).

La distribución conocida hasta la fecha para las especies de Aphodiinae presentes en México se encuentra en el Apéndice 1 y se resume en la Tabla III. Más de una tercera parte de las especies presentes en México (38%; 41 especies) son exclusivas de la Zona de Transición Mexicana, que, según Morrone (2006), incluiría la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Sistema Transversal Volcánico, la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur. Si además consideramos las especies compartidas con otras regiones biogeográficas, el número de especies presentes en la Zona de Transición Mexicana asciende casi al 70% de la fauna conocida de México (73 especies). No es casualidad, por tanto, que la mayor parte de las citas, como hemos observado anteriormente (Figura 4) se hayan producido en los sistemas montañosos del territorio mexicano, puesto que la mayoría de las especies serían orófilas (en la Depresión del Balsas, la única provincia no montañosa de la Zona de Transición Mexicana, no hay un número destacable de citas contabilizadas para Aphodiinae).

Por otra parte, en México existen 27 especies de Aphodiinae exclusivas de la región Neártica (alrededor del 25% del total), todas ellas compartidas con latitudes más septentrionales; según Morrone (2006), la región Neártica en México comprendería las provincias biogeográficas de Sonora, el Altiplano Mexi-

cano y Tamaulipas. Si consideramos todas las especies presentes en esta región, se podría contabilizar alrededor de la mitad de los Aphodiinae mexicanos (47%; 50 especies).

En cuanto a la región Neotropical, que agrupa para México las provincias de la Costa Mexicana del Pacífico, Golfo Mexicano, Chiapas y Península de Yucatán (Morrone, 2006), nos encontramos en ella sólo con tres especies de Aphodiinae exclusivas de esta región (4% del total de especies). En este caso, alrededor de una cuarta parte de las especies Aphodiinae mexicanas se encontrarían en esta región biogeográfica (22%; 24 especies).

Considerando las regiones biogeográficas mundiales (Cox & Moore, 1993), sólo alrededor de un 10% de las especies Aphodiinae mexicanas se encuentran presentes en dos o más regiones (11 especies). La mitad de estas especies de amplia distribución (seis especies) presenta una afinidad con latitudes septentrionales, mientras que la otra mitad (cinco especies) parece tener un origen claramente meridional. De las once especies de amplia distribución, *Aphodius fimetarius*, *Calamosternus granarius*, *Labarrus lividus* (si se confirma sin lugar a dudas su presencia), *Otophorus haemorrhoidalis* y *Australaphodius frenchi* (si también se certifica definitivamente su presencia) son especies introducidas.

Si observamos cómo se distribuyen los rangos geográficos de todas las especies Aphodiinae mexicanas (Tabla III; Figura 5), llama la atención la bipolaridad de esta distribución. Así, se puede apreciar un alto porcentaje de especies endémicas mexicanas del primer rango y de los rangos 4-6. El hecho de que existan más especies del primer rango que de los rangos de endemidad intermedios 2-3 podría ser indicativo, por una parte, de un desconocimiento en cuanto a la distribución geográfica de las especies, puesto que éstas podrían tener en realidad mayores rangos que los conocidos actualmente. Pero, por otra parte, también podría apuntar a que México, y en particular la Zona de Transición Mexicana, presentaría un gran número de enclaves que habrían actuado como refugio y/o centros de especiación para esta tribu de coleópteros (comparando, por ejemplo, con los resultados obtenidos en el Paleártico Occidental; Lumaret & Lobo, 1996)

Tabla III. Distribución conocida de las especies de Aphodiinae citadas para México ►

Autoridades de las especies, año de descripción, y fuentes de referencia resumidas en el Apéndice 1.

●: presencia de la especie; ○: presencia de la especie (endémica para México).

Ags: Aguascalientes; BC: Baja California Norte; BCS: Baja California Sur; Camps: Campeche; Chis: Chiapas; Chih: Chihuahua; Coah: Coahuila; Col: Colima; DF: Distrito Federal; Dgo: Durango; Gto: Guanajuato; Gro: Guerrero; Hgo: Hidalgo; Jal: Jalisco; Mex: México; Mich: Michoacán de Ocampo; Mor: Morelos; Nay: Nayarit; NL: Nuevo León; Oax: Oaxaca; Pue: Puebla; Qro: Querétaro; Qroo: Quintana Roo; SLP: San Luis Potosí; Sin: Sinaloa; Son: Sonora; Tab: Tabasco; Tamps: Tamaulipas; Tlax: Tlaxcala; Ver: Veracruz; Yuc: Yucatán; Zac: Zacatecas.

Rangos de distribución geográfica de las especies basados en Morrone (2006), excepto para aquellas especies ampliamente distribuidas, basadas en Cox & Moore (1993). Afr: Afrotropical; Aus: Australiana; Nea: Neártica; Neo: Neotropical; Pal: Paleártico; Ori: Oriental; ZTM: Zona de Transición Mexicana.

Rango geográfico (RG) según Lumaret & Lobo (1996): rango 1 - hasta 12×10^3 km²; rango 2 - hasta 6×10^4 km⁴; rango 3 - hasta 12×10^4 km²; rango 4 - hasta 6×10^5 km²; rango 5 - hasta 12×10^5 km²; rango 6 - superior a 12×10^5 km².

Especies	RG																																			
	Ags	BC	BCS	Camps	Chih	Chis	Coah	Col	DF	Dgo	Gto	Gro	Hgo	Jal	Mex	Mich	Mor	Nay	NL	Oax	Pue	Qro	Qroo	SLP	Sin	Son	Tab	Tamps	Tlax	Ver	Yuc	Zac	Regiones biogeográficas			
<i>Coelotrachelus venustus</i>																																		ZTM	1	
<i>Cryptoscatomaseter durangoi</i>																																		ZTM	2	
<i>Cryptoscatomaseter epulus</i>																																		ZTM	1	
<i>Deilacasiellus claudus</i>																																		Nea & ZTM	6	
<i>Deilacasiellus concavus</i>																																		Nea & ZTM	6	
<i>Deilacasiellus fucosus</i>																																		Nea & ZTM	6	
<i>Deilacasiellus kimi</i>																																		Nea	6	
<i>Deilacasiellus pseudofucosus</i>																																		Nea	4	
<i>Deilacasiellus ruficlarus</i>																																		Nea	6	
<i>Diapterna dugesi</i>																																		ZTM	5	
<i>Drepanocanthoides (sensu lato) larreae</i>																																		Nea	6	
<i>Flavieilus perfimbriatus</i>																																		Nea & ZTM	6	
<i>Flavieilus (sensu lato) subtruncatus</i>																																		Nea	6	
<i>Geomyphilus (sensu lato) barrerae</i>																																		ZTM	3	
<i>Geomyphilus (sensu lato) coronadoi</i>																																		ZTM	1	
<i>Geomyphilus (sensu lato) macgregori</i>																																		ZTM	1	
<i>Geomyphilus (sensu lato) pierai</i>																																		ZTM	1	
<i>Gonaphodiellus bimaculosus</i>																																			Neo & ZTM	5
<i>Gonaphodiellus hoffmanni</i>																																			Neo & ZTM	4
<i>Gonaphodiellus opisthius</i>																																			Neo & ZTM	6
<i>Gonaphodiellus lansbergei</i>																																		ZTM	4	
<i>Haroldiellus sallei</i>																																			Nea, Neo & ZTM	6
<i>Imelda constricticollis</i>																																			ZTM	1
<i>Jalisco plumipes</i>																																			ZTM	1
<i>Labarrus lividus</i>																																			Afr, Nea, Neo & Pal	6
<i>Labarrus pseudolividus</i>																																			Afr, Aus, Nea, Neo & ZTM	6
<i>Liothorax alternatus</i>																																			Nea	6
<i>Liothorax innexus</i>																																			ZTM	6
<i>Liothorax levatus</i>																																			Neo & ZTM	6
<i>Melinopteris (sensu lato) consentianus</i>																																			Neo & ZTM	6
<i>Mendidiellus (sensu lato) aculeatus</i>																																			Nea & ZTM	6
<i>Neotrichonotulus inurbanus</i>																																			Nea	5
<i>Neotrichonotulus perotensis</i>																																			ZTM	1
<i>Neotrichonotulus urangai</i>																																			ZTM	1
<i>Nialaphodius nigrita</i>																																			ZTM	2
<i>Oscarinus bottimeri</i>																																			Afr, Nea, Neo & ZTM	6
<i>Oscarinus crassuloides</i>																																			Nea	4
																																			Nea & ZTM	6

Especies	Ags	BC	BCS	Camps	Chih	Chis	Coah	Col	DF	Dgo	Gto	Gro	Hgo	Jal	Mex	Mich	Mor	Nay	NL	Oax	Pue	Qro	Qroo	SLP	Sin	Son	Tab	Tamps	Tlax	Ver	Yuc	Zac	Regiones biogeográficas	RG		
<i>Oscarinus indutilis</i>									•	•	•	•	•	•	•	•			•	•						•						•	Neo & ZTM	6		
<i>Oscarinus spinticypeus</i>									•						•																		ZTM	2		
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>															•																		Nea, Pal & ZTM	6		
<i>Oxyomus setosopunctatus</i>															•						•												ZTM	5		
<i>Pardalosus pardalis</i>																										•							Nea	6		
<i>Pardalosus pseudopardalis</i>																										•							Nea	4		
<i>Pardalosus (sensu lato) pumilio</i>																										•							Nea & ZTM	6		
<i>Pardalosus (sensu lato) serval</i>																																	Nea & ZTM	6		
<i>Pharaphodius (sensu lato) oleosus</i>																																	ZTM	6		
<i>Planolinellus vittatus</i>																										•							Nea, Neo, Pal & ZTM	6		
<i>Planolinoides duplex</i>																																	Nea	6		
<i>Planolinoides neotomae</i>																																	Nea	6		
<i>Planolinus tenellus</i>																																	Nea	6		
<i>Pseudogolius (sensu lato) bicolor</i>																																	Nea & ZTM	6		
<i>Pseudogolius caballeroi</i>																																	Nea	5		
<i>Pseudogolius coloradensis</i>																																	ZTM	1		
<i>Pseudogolius warneri</i>																																		Nea & ZTM	6	
<i>Pseudogonophodellus zdzislawae</i>																																		Nea	4	
<i>Rugaphodius rugatus</i>																																		ZTM	4	
<i>Schaefferellus arizonensis</i>																																		Nea	4	
<i>Stenotothorax sparsus</i>																																		Nea	4	
<i>Tetraclopeoides (sensu lato) aemulus</i>																																		Nea	5	
<i>Tetraclopeoides (sensu lato) dentiger</i>																																		Nea	4	
<i>Tetraclopeoides (sensu lato) giulianii</i>																																		Nea	5	
<i>Trichaphodellus brasiliensis</i>																																		Nea	1	
<i>Trichonotuloides glyptus</i>																																		Neo	6	
<i>Xeropsamobeus (?) asellus</i>																																		ZTM	5	
<i>Xeropsamobeus desertus</i>																																		Nea	5	
<i>Xeropsamobeus (sensu lato) scabriceps</i>																																		Nea	4	
<i>Didactyliina</i>																																		Nea	5	
<i>Aidophus flaveolus</i>																																		Neo	6	
<i>Aidophus notatus</i>																																		Neo & ZTM	5	
Proctophanini																																				
<i>Australaphodius frenchi</i>																																			Afr, Aus, Nea & Neo	6

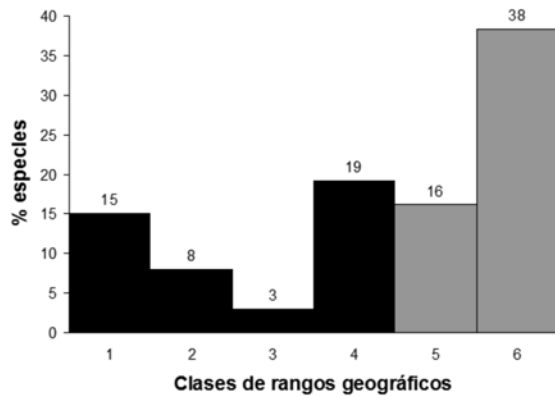


Fig. 5. Distribución de los seis rangos geográficos para las especies Aphodiinae mexicanas (rangos como en Lumaret & Lobo 1996). El número de especies en cada rango se encuentra sobre cada columna. En negro, aquellos rangos que se consideran endémicos; en gris, los de amplia distribución (según Lumaret & Lobo 1996).

En general, la mayor parte de las especies mexicanas de Aphodiinae pertenecen a géneros con distribución neártica y en la Zona de Transición Mexicana. Esto implica que la mayoría de estas especies tendría un origen primitivamente neártico y mostraría un patrón de dispersión neártico (*sensu* Halffter, 1987), como sucede, por ejemplo, con la tribu Onthophagini (Scarabaeidae) o la tribu Geotrupini (Geotrupidae). No obstante, también existe un pequeño número de especies que pertenecen a géneros con distribución neotropical, lo que implicaría un origen y un patrón de dispersión neotropical (*sensu* Halffter, 1987), como, por ejemplo, la tribu Phanaeini (Scarabaeidae) o la tribu Athyreini (Geotrupidae).

Biología de Aphodiinae en México

Pese al menor conocimiento de la fauna de Aphodiinae mexicana en cuanto a taxonomía o distribución con respecto a otras regiones mundiales (como el Paleártico Occidental), en México se han realizado comparativamente muchos más trabajos sobre la biología de estas especies. La mayoría de las especies que se conocen de la subfamilia Aphodiinae en México son coprófagas, tienen hábitos endocópridos y están asociadas a los pastizales ganaderos tropicales y, sobre todo, de alta montaña (Halffter & Edmonds, 1982).

El sistema reproductivo de hembras y machos se ha estudiado en algunas especies, considerando diferentes aspectos. Así, la anatomía del sistema reproductivo de los machos se comparó con el de otras especies de Scarabaeinae y Geotrupinae, encontrando que las diferencias y semejanzas confirmaban las afinidades estrechas entre Aphodiinae y Scarabaeinae, y no sugerían ningún parentesco entre estos dos grupos y Geotrupinae (Pluot-Sigwalt & Martínez M., 1998). En general, los sistemas reproductivos de am-

bos sexos dentro de Aphodiinae son bastante homogéneos entre las especies estudiadas, aunque existen diferencias específicas. No obstante, el género *Cephalocyclus* presenta características anatómicas diferentes con respecto al resto de los géneros estudiados (Martínez M. *et al.*, 2001).

En las hembras de Aphodiinae, se ha observado que los oocitos basales maduran simultáneamente, a diferencia de lo que sucede en Geotrupinae, lo cual está en relación con el comportamiento de puesta y la fecundidad de las especies. La fecundidad en este grupo es mayor que en Geotrupinae y, sobre todo, que en Scarabaeinae. En todas las hembras estudiadas existe una bursa copulatrix, salvo en las del género *Cephalocyclus*, que presentan una simple vagina en forma de saco (Martínez M. *et al.*, 2001).

En cuanto a los machos, en la mayoría de los Aphodiinae existen un par de testículos con siete folículos testiculares de diferente tamaño (salvo en las especies de *Cephalocyclus*, donde se han observado seis de tamaño diferente), mientras que en Scarabaeinae (excepto *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787), donde existen 12) y en Geotrupinae hay seis folículos de tamaños iguales en cada testículo (Pluot Sigwalt & Martínez M., 1998). Estos folículos no son septados ni en Aphodiinae ni en Scarabaeinae, pero sí en Geotrupinae. Los trabajos realizados con especies mexicanas han mostrado también la existencia de una glándula prepucial en Aphodiinae (Pluot-Sigwalt & Martínez M., 1998) y de una vesícula seminal en *Cephalocyclus* (Martínez M. *et al.*, 2001), aunque no se ha podido confirmar para otros grupos.

Por otra parte, los espermatozoides de Aphodiinae son enormes, miden de 500 a 2000 μm , mientras que en Scarabaeinae miden 90 a 600 μm y en Geotrupinae 116 a 166 μm (Martínez M. & Cruz, 1999). Se ha observado y descrito el espermátforo en varias especies del género *Cephalocyclus* (Aphodiinae); aparentemente, las otras especies estudiadas de la tribu no forman el espermátforo y los espermatozoides son transferidos simplemente en el líquido seminal hasta la espermateca de la hembra (Martínez M., 2003).

El comportamiento de oviposición se ha descrito únicamente en una especie mexicana de Aphodiinae, *Gonaphodiellus opisthius* (Martínez M. & Alvarado, 2001) y se conoce en *Planolinellus vittatus* (Martínez M. datos sin publicar). Las hembras de *G. opisthius* elaboran pequeñas cámaras en el suelo bajo el estiércol donde ovipositan entre 15 y 18 huevos, lo que se cree que es un comportamiento primitivo según Yoshida & Katakura (1992) y Vitner (1998). Otras especies colocan un solo huevo en la cámara de puesta elaborada en el estiércol o en el suelo bajo la boñiga (Martínez M. observaciones personales).

La fenología y los ciclos reproductivos sólo se conocen en unas pocas especies presentes en las comunidades de la parte oriental del Sistema Transversal Volcánico (*Agrilinus (sensu lato) ornatus*, *Cephalocyclus durangoensis*, *C. hogeii*, *Gonaphodiellus opisthius*, *Liothorax levatus* y *Planolinellus vittatus*). La mayoría son univoltinas, de manera que emergen,

se reproducen y después las nuevas generaciones entran en diapausa durante varios meses dependiendo de la especie (Cruz *et al.*, 2002; Martínez M., 2005; Martínez M. & Suárez, 2006; Cabrero-Sañudo *et al.*, en prensa), como correspondería a especies típicamente orófilas. Sólo se ha encontrado una especie multivoltina, *P. vittatus*, presente durante todo el año y produciendo varias generaciones, siempre que las condiciones sean adecuadas (Martínez M. & Suárez, 2006; Cabrero-Sañudo *et al.*, en prensa).

Perspectivas para el estudio de Aphodiinae en México

Para conocer el grupo de escarabajos Aphodiinae mexicanos es necesario en la actualidad continuar realizando y aumentando los estudios que ayuden a completar los vacíos que se perciben en cuanto a su taxonomía, su distribución y su biología, como se ha venido haciendo desde 1999 hasta la fecha, años en los que se ha destinado un mayor esfuerzo a este grupo (Figura 1).

La mayor parte de este aumento de información en los últimos siete años, que se puede observar en la Figura 1, está relacionado con muestreos de dos-tres semanas de duración, realizados en diversos estados de la República Mexicana por los presentes autores. Así pues, se puede observar que con simples contribuciones como éstas se puede incluso duplicar la información obtenida anualmente para estas especies. La acumulación de estos datos en el futuro puede ser importante para el desarrollo de estudios que requieran una mayor cantidad de información de partida, como, por ejemplo, biogeográficos, filogenéticos, biológicos o de conservación.

No obstante, percibimos diversos problemas que pueden no sólo afectar al conocimiento de los Aphodiinae mexicanos, sino al de otros grupos que se encuentren en este territorio. En primer lugar, en un grupo tan grande de especies como Aphodiinae, se destaca la escasez y la continua disminución de taxónomos y de recursos económicos, motivadas por el hecho de que la taxonomía básica y los trabajos descriptivos faunísticos se encuentren actualmente infravalorados, pese a ser la piedra angular del resto de estudios científicos (Noss, 1996; García-Valdecasas *et al.*, 2000; Krell, 2000).

En segundo lugar, la mayor parte del material de colecciones de Aphodiinae mexicanos se encuentra disperso en diversas colecciones por el mundo. En la República Mexicana, no existe una buena colección de referencia de Aphodiinae mexicanos y las pocas colecciones accesibles que existen se encuentran con material muchas veces no bien conservado, mal identificado o extraviado.

Por último, es un hecho que en los últimos años muchos territorios de México han sufrido cambios dramáticos irreversibles, que han precipitado la destrucción de ecosistemas y de especies. Pondremos un solo ejemplo, aunque lo grave es que éste es sólo una imagen de lo que se observa repetitivamente en todas las regiones ganaderas de México: en Xico (Veracruz), un municipio situado en la parte oriental del Sistema Transversal Volcánico, hay estudios que demuestran cómo en sus montañas se ha experimentado una degradación ambiental y una pérdida exponencial de hábitats a lo largo del siglo XX, motivadas por los cambios de usos del terreno y de cultivos, la tala de árboles y la deforestación ilegal, la fragmentación de grandes ranchos (Hoffman, 1992, 1993) y la aplicación incontrolada de químicos, como herbicidas y antiparasitarios (Martínez M. *et al.*, datos no publicados de una encuesta realizada a los ganaderos de Xico). Se ha observado que todas estas acciones afectan a los escarabajos del estiércol, que en condiciones naturales benefician a los pastizales (Martínez M. *et al.*, 2001; Martínez M. & Lumaret, 2006).

Como sucede en la mayor parte de los grupos biológicos, a pesar de los problemas expuestos, es necesario estudiar a los Aphodiinae no sólo por su valor natural intrínseco sino también por su papel ecológico en los diferentes entornos e incluso utilitario para el hombre. México es posiblemente un gran centro de diversidad y endemidad de especies para los Aphodiinae, por lo que se deberían volcar más esfuerzos en el estudio de este grupo.

Agradecimiento

Este manuscrito fue elaborado dentro del proyecto del CONACyT (II-52535) *Escarabajos del estiércol (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiinae, Geotrupinae) de la Sierra Madre Oriental: datos biológicos y distribución de algunas especies*, con el apoyo del Departamento de Biodiversidad y Biología Animal del Instituto de Ecología, A.C. (Veracruz, México), del Museo di Storia Naturale e del Territorio de la Universidad de Pisa (Italia) y de una beca postdoctoral a F.J.C.S. del Ministerio de Educación y Ciencia (España). Agradecemos también el préstamo de material y de citas a Daniel Curoe, Gonzalo y Violeta Halffiter, Miguel Ángel Morón, Enrique Montes de Oca, César Vicente Rojas y Fernando Vaz-de-Mello. F.J.C.S. agradece a I.M., M.D. y G.D. su importante colaboración en el desarrollo de la base de datos AphoMex.

Los autores queremos dedicar este trabajo a Gonzalo Halffiter Salas, cuyo interés y entrega hacia los escarabajos coprófagos han sido en muchas ocasiones una referencia en nuestra investigación.

Referencias

- Baltasar, V. 1942. Neue Arten und Gattungen der coprophagen Scarabaeiden. *Scornik entomologického oddeleni Národního musea v Praze* 20: 188-206.
- Balthasar, V. 1945. Quatuor generis Aphodius Illig. subgenera nova. *Časopis Československé Společnosti Entomologické* 42: 40-44.
- Balthasar, V. 1963. Eine neue gattung, untergattung und neue arten der familia Aphodiidae. *Reichenbachia* 1: 277-290.
- Bates, H. W. 1887. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera: Lamellicornia. (Copridae, Aphodiidae, Orphnidae, Hybosoridae, Geotrupidae, Trogidae, Aclopidae, Chasmatopteridae, Melolonthidae)*. 2: 25-160.
- Bates, H. W. 1889. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera: Lamellicornia. (Suppl.)*. 2: 337-416.
- Bordat, P. 1999. *Ammoecioides*, nouveau genre et ses espèces (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Nouvelle Review d'Entomologie* 16: 161-182.
- Bordat, P. 2003. *Haroldaphodius* et *Euhemicyclium* nouveaux genres d'Aphodiinae et leurs espèces (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Review d'Entomologie* 19: 235-248.
- Cabrero-Sañudo, F. J., N. Trotta-Moreu & I. Martínez M.. En prensa. Phenology, reproductive cycles, and species composition of a dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeoidea) from a high mountain pasture system on the Oriental Neovolcanic Axis (Veracruz, Mexico). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*.
- Cambefort, Y. 1991. From saprophagy to coprophagy. *Dung beetle ecology* (editado por I. Hanski & Y. Cambefort), pp. 22-35. Princeton University Press, Princeton.
- Cartwright, O. L. 1944. New *Aphodius* from Texas Gopher Burrows. *Entomological News* 55: 129-135.
- Cartwright, O.L. 1957. Three new North American *Aphodius* with notes and a key to related species (Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 11: 55-61.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783-791.
- Chazdon, R. L., R. K. Colwell, J. S. Denslow & M. R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of north-eastern Costa Rica. *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modelling. Conceptual Background and Old World Case Studies* (editado por F. Dallmeir & J. A. Comiskey). Parthenon Publishing. Paris: 285-309.
- Colwell, R. K. 2005. *EstimateS 7.5*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 345: 101-118.
- Cox, C. B. & P. D. Moore. 1993. *Biogeography; an Evolutionary and Ecological Approach*, 5th ed., Blackwell Science, Oxford.
- Cruz, M., I. Martínez M. & M. Alvarado. 2002. Population and reproductive features of *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates and *Cephalocyclus hogeii* Bates (Coleoptera, Aphodiidae: Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin* 56: 221-235.
- Delgado-Castillo, L. 1989. *Fauna de Coleópteros Lamellicornios de Acahuzotla, Guerrero, México*. Tesis Profesional no publicada. Fac. Ciencias, UNAM, México. 154 pp.
- Delgado-Castillo, L. & J. Márquez. 2006. Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* 22: 57-108.
- Dellacasa, G. & R. D. Gordon. 1994. North American genus-group taxa of Aphodiini and their type species (Coleoptera Aphodiidae) *Frustula entomologica* 17: 157-174.
- Dellacasa, G., P. Bordat & M. Dellacasa. 2001a. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae. *Memorie della Società Entomologica Italiana* 79: 1-482.
- Dellacasa, M. 1987. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. *Memorie della Società Entomologica Italiana* 66: 1-456.
- Dellacasa, M. 1988a. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Part II). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 67: 1-231.
- Dellacasa, M. 1988b. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda. First note. *Memorie della Società Entomologica Italiana* 67: 291-316.
- Dellacasa, M. 1991. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Addenda et corrigenda (second note). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 70: 3-57.
- Dellacasa, M. 1995. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). Addenda et Corrigenda (Third Note). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 74: 159-232.
- Dellacasa, M. & G. Dellacasa. 2000a. Systematic revision of the genera *Euheptaulacus* G. Dellacasa, 1983 and *Heptaulacus* Mulsant, 1842 with description of the new genus *Pseudoheptaulacus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron* 14: 3-37.
- Dellacasa, M. & G. Dellacasa. 2000b. Systematic revision of the genus *Erytus* Mulsant and Rey, 1870, and description of the new genus *Sahlbergianus* (Coleoptera: Aphodiidae). *Frustula Entomologica* 23: 109-130.

- Dellacasa, M. & G. Dellacasa. 2005. Comments on some systematic and nomenclatural questions in Aphodiinae with descriptions of new genera and on Italian taxa (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 84: 45-101.
- Dellacasa, M. & Z. Stebnicka. 2001. A new genus for *Oxyomus morosus* Harold, 1869 (Eupariini) and redefinition of *Oxyomus setosopunctatus* A. Schmidt, 1911 (Aphodiini) (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Zoologica Mexicana* 83: 29-34.
- Dellacasa, M., G. Dellacasa & P. Bordat. 2002a. Systematic redefinition of taxa belonging to the genera *Ahermodontus* Báguena, 1930 and *Amoecius* Mulsant, 1842, with description of the new genus *Vladimirellus* (Coleoptera: Aphodiidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48: 269-316.
- Dellacasa, M., G. Dellacasa & R. D. Gordon. 2007a, en prensa. Systematic revision of the genus *Cephalocyclus* with description of eight new species from Mexico (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* 23.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 1998. The types of *Aphodius* species described by Harold from Mexico with description of a new genus. *Acta Zoológica Mexicana* 74: 139-162.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2002b. Aphodiinae described or recorded by Bates in Biología Centrali-Americana (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* 86: 155-223.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2004a. *Neotrichonotulus*, a new genus for three Mexican Aphodiini (Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* 20: 1-7.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2004b. Systematic redefinition of *Calamosternus colimaensis* (Hinton, 1934) and its sibling species, *Calamosternus uniplagiatus* (Waterhouse, 1875) (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Folia Entomológica Mexicana* 43: 131-134.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2004c. *Jalisco plumipes*, new genus and new species of Mexican Aphodiini. *Insecta Mundi* 17 [2003]: 69-71.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2007b. Systematic review to the genus *Liothorax* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Zootaxa* 1407: 23-42.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2007c, en prensa. *Pseudogonaphodiellus dzislawae*, new genus and new species of Mexican Aphodiini. *Acta zoologica cracoviensia* 50.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon, P. J. Harpootlian, Z. Stebnicka. 2001b. Systematic redefinition of the New World Didactyliini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) with descriptions of two new species of *Aidophus* baltasar. *Insecta Mundi* 15: 193-216.
- Dellacasa, M., P. Skelley & G. Dellacasa. 2007d, en prensa. Checklist to the Aphodiini of Mexico, Central and South America. *Insecta Mundi*.
- Deloya, C. 1991. Una nueva especie mexicana de *Aphodius* (*Coelotrachelus*) Schmidt, 1913 asociada con *Thomomys umbrinus*. *Folia Entomológica Mexicana* 81: 199-207.
- Deloya, C. 2003. Aphodiinae. In: *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera Lamelli-cornia, Vol. II, Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae* (editado por M. A. Mo-rón). Arganda editio, Barcelona, España, pp. 75-93.
- Deloya, C. & S. Ibáñez-Bernal. 2000. New species of Aphodiinae from Mexico and a key to species of *Cephalocyclus* Dellacasa, Gordon and Dellacasa. *The Coleopterists Bulletin* 54: 318-324.
- Deloya C. & J. M. Lobo. 1995. Descripción de dos nuevas especies mexicanas de *Aphodius* de los subgeneros *Platyderides* y *Trichonotulus* asociadas con *Pappogeomys merriami* (Rodentia: Geomyidae). *Folia Entomológica Mexicana* 94: 41-55.
- Deloya, C. & J. D. McCarty. 1992. Descripción de una especie nueva de *Aphodius* (*Coelotrachelus*) y de la hembra de *Parachrysina parapatria* (Rutelinae). *Acta Zoológica Mexicana* 53: 1-13.
- Deloya, C., A. Burgos, J. Blackaller & J.M. Lobo. 1993. Los Coleopteros Lamelicornios de Cuernavaca, Morelos, Mexico. *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología* 3: 15-55.
- Fall, H. C. 1907. American Coleoptera: Scarabaeidae. The Coleoptera of New Mexico (editado por H. C. Fall & T. D. A. Cockerell), pp. 241-249. *Transactions of the American Entomological Society*. 33.
- Fall, H. C. 1932. New North American Scarabaeidae with remarks on known species. *Journal of the New York entomological Society*. New York 40: 183-204.
- Galante, E., Z. Stebnicka & J. R. Verdú. 2003. The Aphodiinae and Rhyparinae in southern states of Mexico (Chiapas, Oaxaca, Puebla and Veracruz). *Acta Zoologica Cracoviensia* 46: 283-312.
- García-Real, E. 1995. *Abundancia, distribución y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos y necrófagos* (Coleoptera. Scarabaeidae) en un gradiente altitudinal de la sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Master Degree Thesis. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 129 pp.
- García-Valdecasas, A., S. Castroviejo & L. F. Marcus. 2000. Reliance on the citation index undermines the study on biodiversity. *Nature* 403: 698.
- Gordon, R.D. 1977a. A new species of *Aphodius* from sand dunes in Chihuahua, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 90: 232-236.
- Gordon, R. D. 1977b. Studies on the genus *Aphodius* of the US and Canada VI. Two new sand associated species from Colorado and Utah. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 79: 275-280.
- Gordon, R. D. & H. F. Howden. 1973. Five new species of Mexican *Aphodius* associated with *Thomomys umbrinus* (Geomyidae). *Annals of the entomological Society of America* 66: 436-443.

- Gordon R. D. & P. Skelley. 2007, en prensa. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States and Canada. *Memoirs of the American Entomological Institute*. 580 pp.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Halffter, G. & D. Edmonds. 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz.
- Hanski, I. 1991a. The dung insect community. *Dung beetle ecology* (editado por I. Hanski & Y. Cambefort), pp. 5-21. Princeton University Press, Princeton.
- Hanski, I. 1991b. North temperate dung beetles. *Dung beetle ecology* (editado por I. Hanski & Y. Cambefort), pp. 75-96. Princeton University Press, Princeton.
- Harold, E. 1859. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien (Erstes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 3: 193-224.
- Harold, E. 1862. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien (Viertes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 6: 379-403.
- Harold, E. 1863. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien (Funftes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 7: 327-389.
- Harold, E. 1871. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien. (Siebentes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 15: 249-287.
- Harold, E. 1874 - Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien. (Achstes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 18: 177-208.
- Hinton, H. E. 1934. New species of North American *Aphodius*. *Stylops* 3: 188-200.
- Hoffmann, O. 1992. *Tierras y territorios en Xico, Ver. Comisión Estatal Conmemorativa del V Centenario del Encuentro de Dos Mundos*. Gobierno del Estado de Veracruz, Xalapa, Veracruz. 288 pp.
- Hoffmann, O. 1993. *Geografía de un municipio de la Sierra de Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C. and ORSTOM - L'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Xalapa, Veracruz. 132 pp.
- Horn, G. H. 1870. Description of the species of *Aphodius* and *Dialytes* of the United States. *Transactions of the American Entomological Society* 3: 110-134.
- Horn, G. H. 1887. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States. *Transactions of the American Entomological Society* 14: 1-110.
- Howden, H. F. 2003. Geotrupinae. *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera Lamelli-cornia, Vol. II, Familias Scarabaeidae, Trogidae, Pasilidae y Lucanidae* (editado por M. A. Morón). Arganda Editio, Barcelona, pp. 95-106.
- Islas S.F. 1945. Un genero y tres especies nuevos de Aphodiinos mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de México* 16: 451-457.
- Islas S.F. 1955a. Tres especies nuevas de Aphodinos mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de México* 26: 493-499.
- Islas S. F. 1955b. Nuevas especies mexicanas del genero *Aphodius* Ill. *Anales del Instituto de Biología de México* 26: 223-227.
- Kohlmann, B. 1991. Dung beetles in subtropical North America. In: Hanski, I., & Y. Cambefort: *Dung beetle ecology*, pp. 116-132.
- Krell, F. T. 2000. Impact factors aren't relevant to taxonomy. *Nature* 405: 507-508.
- Lawrence, J. F. & A. F. Newton. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with genera, notes, references and data on family-group names). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson* (editado por J. Pakaluk & S. A. Ślipiński), pp. 779-1006. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warsaw.
- Le Conte, J. L. 1850. *General remarks upon the Coleoptera of Lake Superior IV. Lake Superior, its physical character, vegetation and animals* (editado por L. Agazzis), pp. 201-245. Boston.
- Le Conte, J. L. 1857. Reports of exploration and surveys to ascertain the most practicable and economic route for a railroad from the Mississippi River to the Pacific Ocean made under the direction of the Secretary of War in 1853-1855, according to the acts of Congress of Marc. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 12: 1-72.
- Le Conte, J. L. 1858. Descriptions of New species of Coleoptera, chiefly collected by the United States and Mexican Boundary Commission, under Major W.H.Emory, U.S.A. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 10: 59-89.
- Le Conte, J. L. 1878. The Coleoptera of the Alpine regions of the Rocky Mountains. *Bulletin of the United States geological Survey* 4: 447-480.
- Lobo, J. M. 2000. Species diversity and composition of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *The Canadian Entomologist* 132: 307-321.
- Lobo, J. M. & G. Halffter. 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana* 62: 1-10.
- Lobo, J. M. & G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles: a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* 93: 115-126.
- Lumaret, J. P. & J. M. Lobo. 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palaearctic region. *Biodiversity Letters* 3: 192-199.
- Martín-Piera, F. & J. M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea in Veracruz, Mexico. *The Coleopterists Bulletin* 47: 321-334.
- Martín-Piera, F. & J. I. López-Colón. 2000. *Coleoptera, Scarabaeoidea I*. Fauna Ibérica, vol. 14. (editado por M. A. Ramos et al.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 526 pp.

- Martínez M., I. 2003. Spermatophore in Aphodiinae (Coleoptera Scarabaeidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105: 982-989.
- Martínez M., I. 2005. Abundancias poblacionales y ciclos reproductivos de tres especies de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Aphodiinae: Aphodiini) del volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Folia Entomológica Mexicana* 44: 27-36.
- Martínez M., I. & M. Alvarado. 2001. Comportamiento de oviposición en *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates 1887 (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron* 15: 73-78.
- Martínez M., I. & M. Cruz, R. 1999. Comparative morphological analysis of testis follicles in dung beetles (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 101: 804-815.
- Martínez M., I. & J. P. Lumaret. 2006. Las prácticas agropecuarias y sus consecuencias en la entomofauna y el entorno ambiental. *Folia Entomológica Mexicana* 45: 57-68.
- Martínez M., I. & T. Suárez. 2006. Phenology, trophic preferences, and reproductive activity in some dung-inhabiting beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in El Llano de las Flores, Oaxaca, Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 108: 774-784.
- Martínez M., I., C. Deloya & M. Dellacasa. 2001. Anatomical and functional data on female and male reproductive systems of some dung beetle species of Aphodiinae and Eupariinae inhabiting México (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 103: 227-248.
- Martínez M., I., J. P. Lumaret & M. R. Cruz. 2001. Suspected side effects of a herbicide on dung beetle populations (Coleoptera: Scarabaeidae). *Comptes Rendus de la Academie des Sciences Paris, Sciences de la Vie* 324: 989-994.
- Masumoto, K. & M. Kiuchi. 2001. A new apterous Aphodiine (Coleoptera, Scarabaeidae) from Southwest China, with proposal of a new subgenus. *Elytra* 29: 119-123.
- Morón, M. A. 1994. Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del Noreste de Hidalgo, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 63: 7-59.
- Morón, M. A. & C. Deloya. 1991. Los Coleopteros Lamellicornios de la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, Mexico. *Folia Entomológica Mexicana* 81: 209-283.
- Morón, M. A., G. Halffter, B. Kohlmann, W. D. Edmonds, and M. Zunino. 2003. Familia Scarabaeidae (sensu stricto). *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera Lamellicornia, Vol. II, Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae* (editado por M.A. Morón). Arganda Editio, Barcelona, pp. 19-74.
- Morrone, J. A. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.
- Navarrete-Heredia, J.L. 2001. Beetles associated with *Atta* and *Acromyrmex* ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Transactions of the American Entomological Society* 127: 381-429.
- Navarrete-Heredia, J. L., L. Delgado-Castillo & H.E. Fierros-López. 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco, México. *Dugesiana* 8: 37-93.
- Navarrete-Heredia, J. L. & C. Deloya. 2005. Comentarios sobre algunas especies de Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de Jalisco, México. *Dugesiana* 12: 19-21.
- Navarrete-Heredia, J. L. 2006. Notes on three adventive species of Coleoptera (Hydrophilidae and Scarabaeidae) from Baja California, with additional data from other Mexican states. *Entomological News* 117: 211-218.
- Noss, R. F. 1996. The naturalists are dying off. *Conservation Biology* 10: 1-3.
- Ochi, T. & M. Kawahara. 2001. A new subgenus and species of the genus *Aphodius* Illiger from Central Japan (Coleoptera, Aphodiidae). *Kogane* 2: 59-63.
- Peraza, L. N. 2004. *Fauna de Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) de dos comunidades vegetales de Yucatán*. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario n° 2 "Ing. José Alberto Navarrete Ruiz". Conkal, Yucatán, México. 98 pp.
- Pluot-Sigwalt, D. & I. Martínez M. 1998. Anatomie morpho-fonctionnelle de l'appareil génital mâle des Coléoptères Scarabaeoidea coprophages: données comparatives. *Annales de la Société Entomologique de France* 34: 419-444.
- Robinson, M. 1940. Studies in the Scarabaeidae II. *Transactions of the American Entomological Society* 66: 141-160.
- Say, T. 1823. Descriptions of coleopterous insects collected in the late expedition to the Rocky Mountains; performed by order of Mr. Calhoun, Secretary of War, under the command of Major Long. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 3: 139-216.
- Say, T. 1825. Descriptions of new species of coleopterous insects inhabiting the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 5: 160-204.
- Say, T. 1835. Descriptions of North American coleopterous insects and observations on some already described. *Boston Journal of Natural History* 1: 151-203.
- Saylor, L. W. 1937. New scarab genera from Lower and Southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 36: 35-37.
- Schmidt, A. 1907a. Neue Aphodiinen des Naturhistorischen Museums zu Hamburg. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 567-570.
- Schmidt, A. 1907b. Namensänderungen in der gattung *Aphodius* und eine Neubeschreibung. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 201-202.
- Schmidt, A. 1909. Eine Serie neuer Aphodiinen und eine neue Gattung. (Fortsetzung III). *Societas Entomologica* 24: 19-21.

- Schmidt, A. 1911a. Funf neue Aphodiinen aus dem Museum zu London. *Societas Entomologica* 26: 14-16.
- Schmidt, A. 1911b. Eine serie neuer Aphodiinen. *Stettiner entomologische Zeitung. Stettin* 72: 1-51.
- Schmidt A. 1913. Erster Versuch einer Einteilung der exotischen Aphodien in Subgenera und als Anhang einige Neubeschreibungen. *Archiv für Naturgeschichte* 79: 117-178.
- Schmidt A. 1916. Namenänderungen und Beschreibung neuer Aphodiinen. *Archiv für Naturgeschichte* 82: 95-116.
- Stebnicka, Z. 2000. A new genus for Nearctic *Pleurophorus ventralis* Horn, 1887, with phylogenetic inferences (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Aphodiini). *Acta Zoologica Cracoviense* 43: 287-291.
- Thomas, D.B. 1993. Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forest: a faunal survey and chorographic analysis. *The Coleopterists Bulletin* 47: 363-408.
- Vitner, J. 1998. Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiinae). *Acta Societas Zoologicae Bohemicae* 62: 227-253.
- Yoshida, N. & H. Katakura. 1992. Evolution of oviposition habits in *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Pan-Pacific Entomologist* 68: 1-7.
- Ziani, S. 2002. A new genus and species of Aphodiini (Coleoptera: Aphodiidae) inhabiting burrows of small mammals in Lebanon's mountains. *Zoology in the Middle East* 27: 101-106.
- Zunino, M. & G. Dellacasa. 1989. Redescrpción de *Aphodius diminutus* Bates con notas sobre su distribución y ecología. *Bolletino della Società Entomologica Italiana* 121: 59-63.

APÉNDICE 1:

Actualización del conocimiento sistemático y geográfico para las especies Aphodiinae mexicanas.

Con la siguiente información queremos actualizar el conocimiento sistemático y geográfico de las especies de Aphodiinae presentes en México. Esta información se puede también encontrar también resumida para México en la Tabla III.

La información ha sido recopilada, en parte, de la bibliografía disponible sobre la distribución de Aphodiinae en México, principalmente de las siguientes referencias: Say 1835; Horn 1870; LeConte, 1878; Bates 1887, 1889; Schmidt 1907a, b; Hinton 1934; Islas 1945; 1955a, 1955b; Cartwright 1957; Gordon & Howden 1973; Gordon 1977a, 1977b; Delgado-Castillo 1989; Zunino & Dellacasa 1989; Deloya 1991, 2003; Kohlmann 1991; Morón & Deloya 1991; Deloya & McCarty 1992; Deloya *et al.* 1993; Martín-Piera & Lobo 1993; Thomas 1993; Dellacasa & Gordon 1994; Lobo & Halffter 1994, 2000; Morón 1994; Deloya & Lobo 1995; García-Real 1995; Deloya & Ibáñez-Bernal 2000; Dellacasa & Stebnicka 2001; Dellacasa *et al.* 2001a, 2002b, 2004a, b, c, d, 2007a, b, c, d; Navarrete-Heredia 2001, 2006; Navarrete-Heredia *et al.* 2001; Cruz *et al.* 2002; Galante *et al.* 2003; Peraza 2004; Dellacasa & Dellacasa 2005; Martínez M. 2005; Navarrete-Heredia & Deloya 2005; Delgado-Castillo & Márquez 2006; Martínez M. & Suárez 2006; Gordon & Skelley 2007. Regiones biogeográficas, basadas en Cox & Moore (1993). Las regiones biogeográficas consideradas, cuando han sido requeridas, se han basado en Cox & Moore (1993).

Por otra parte, también se incluye información presente en las siguientes colecciones: i) Colección Daniel Curoe, DF (México); ii) Colección Francisco José Cabrero-Sañudo, Xalapa, Veracruz (México); iii) Colección Giovanni & Marco Dellacasa, Génova (Italia); iv) Colección del Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz; e) Colección Imelda Martínez Morales, Xalapa, Veracruz (México); v) Colección Miguel Ángel Morón, Xalapa, Veracruz (México); vi) Colección Enrique Montes de Oca, Xalapa, Veracruz (México); vii) Museo di Storia Naturale e del Territorio, Università di Pisa, Calci; viii) Colección Fernando Vaz de Mello (Brasil) (VMFB); ix) Colección R. Westcott (EEUU).

En la siguiente lista de taxones, los términos *sensu lato* entre paréntesis y después del nombre de un género indican que la atribución genérica de la especie se encuentra actualmente en duda y pendiente de una revisión más profunda.

* * * * *

Tribu Aphodiini

1. ***Agoliinus cruentatus* (LeConte, 1878)**
Distribución: EEUU (Arizona, Colorado, New Mexico, Utah), México (Durango, Sonora).
2. ***Agoliinus plutonicus* (Fall, 1907)**
Distribución: EEUU (Arizona, Colorado, New Mexico, Texas, Utah), México (Sonora), región Paleártica.
3. ***Agrilinus (sensu lato) azteca* (Harold, 1863)**
Distribución: Guatemala, México (Guerrero, Hidalgo, Edo. de México, Oaxaca, Puebla, Tabasco, Veracruz).
4. ***Agrilinus (sensu lato) chiapasensis* (Galante, Stebnicka & Verdú, 2003)**
Distribución: México (Chiapas).
5. ***Agrilinus (sensu lato) ornatus* (Schmidt, A., 1911)**
Distribución: México (Durango, Hidalgo, Edo. México, Michoacán, Puebla, Veracruz).
6. ***Aphodius fimetarius* (Linnaeus, 1758)**
Distribución: México (Baja California, Puebla), regiones Holártica, Oriental y Australiana.
7. ***Blackburneus charmionus* (Bates, 1887)**
Distribución: Costa Rica, El Salvador, México (Chihuahua, Jalisco, Veracruz).
8. ***Blackburneus aff. diminutus* (Bates, 1887)**
Distribución: El Salvador, Guatemala, México (Puebla, Veracruz).
9. ***Blackburneus aff. guatemalensis* (Bates, 1887)**
Distribución: Costa Rica, El Salvador, Guatemala, México (Chiapas, Colima, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Veracruz, Zacatecas), Panamá.
10. ***Blackburneus (sensu lato) rubeolus* (Palisot de Beauvois, 1805)**
Distribución: EEUU (South Carolina, desde el sureste de Canadá hasta Florida, hacia el oeste hasta Nebraska y Texas), México (Nuevo León, Tamaulipas).

11. ***Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940)**
Distribución: EEUU (Arizona), México (Chiapas?, Chihuahua?, Durango?, Guerrero?, Jalisco?, Edo. de México?, Michoacán?, Morelos?, Nayarit?, Nuevo León?, Oaxaca?, Querétaro?, Sinaloa?, Veracruz?, Zacatecas?).
12. ***Blackburneus (sensu lato) saylori* (Hinton, 1934)**
Distribución: México (Durango, Edo. de México, Puebla).
13. ***Calamosternus colimaensis* (Hinton, 1934)**
Distribución: México (Colima, Guerrero, Morelos).
14. ***Calamosternus granarius* (Linnaeus, 1767)**
Distribución: México (Baja California, Subcosmopolita).
15. ***Cephalocyclus bordati* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Chihuahua, Durango).
16. ***Cephalocyclus carmenae* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Coahuila, Nuevo León).
17. ***Cephalocyclus durangoensis* (Bates, 1887)**
Distribución: México (Coahuila, Durango, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro).
18. ***Cephalocyclus fuliginosus* (Harold, 1863)**
Distribución: Guatemala, México (Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Tlaxcala, Zacatecas).
19. ***Cephalocyclus gravidus* (Harold, 1863)**
Distribución: México (Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán).
20. ***Cephalocyclus halfferi* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Guerrero, Edo. de México).
21. ***Cephalocyclus hogei* (Bates, 1887)**
Distribución: EEUU (Arizona?), Guatemala, México (Coahuila, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Veracruz).
22. ***Cephalocyclus howdenorum* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Nuevo León).
23. ***Cephalocyclus lagoi* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Coahuila, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí).
24. ***Cephalocyclus luridiventris* (Harold, 1862)**
Distribución: México (Distrito Federal, Edo. de México, Oaxaca, Puebla).
25. ***Cephalocyclus mexicanus* (Harold, 1862)**
Distribución: Guatemala, México (Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa).
26. ***Cephalocyclus ordonezi* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Edo. de México, Puebla).
27. ***Cephalocyclus potosinus* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Coahuila, Nuevo León).
28. ***Cephalocyclus pullatus* (Schmidt A., 1913)**
Distribución: México (Durango, Sinaloa).
29. ***Cephalocyclus puncticeps* (Harold, 1862)**
Distribución: México (Jalisco, Edo. de México, Puebla).
30. ***Cephalocyclus rockefelleri* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Chihuahua).
31. ***Cephalocyclus stebnickae* Deloya & Ibáñez-Bernal, 2000**
Distribución: México (Chiapas).
32. ***Cephalocyclus villosipes* (Harold, 1862)**
Distribución: México (Hidalgo, Edo. de México, Oaxaca, Puebla, Veracruz).

33. *Cinacanthus crenicollis* (Fall, 1932)
Distribución: EEUU (California, Montana, Nevada, Oregon, Utah, Wyoming), México (Baja California).
34. *Cinacanthus militaris* (LeConte, 1858)
Distribución: EEUU (California, Nevada, Oregon, Washington), México (Baja California).
35. *Coelotrachelus burgosi* (Deloya & McCarty, 1992)
Distribución: México (Morelos).
36. *Coelotrachelus kuntzeni* (Schmidt, A., 1913)
Distribución: México (Durango, Edo. de México).
37. *Coelotrachelus rudis* (LeConte, 1878)
Distribución: EEUU (Arizona, Colorado, New Mexico), México (Chihuahua, Durango).
38. *Coelotrachelus symbius* (Gordon & Howden, 1973)
Distribución: México (Chihuahua, Durango).
39. *Coelotrachelus venustus* (A., Schmidt, 1911)
Distribución: México (Distrito Federal).
40. *Cryptoscatomaseter durangoi* (Gordon & Howden, 1973)
Distribución: México (Durango).
41. *Cryptoscatomaseter epulus* (Gordon & Howden, 1973)
Distribución: México (Durango).
42. *Dellacasiellus claudus* (Fall, 1932)
Distribución: EEUU (Arizona, New Mexico, Texas), México (Chihuahua, Durango, Oaxaca).
43. *Dellacasiellus concavus* (Say, 1823)
Distribución: EEUU (Colorado, Indiana, Iowa, Kansas, Minnesota, Nebraska, New Mexico, Oklahoma, South Dakota, Texas, Wisconsin, Wyoming), México (Durango, Morelos).
44. *Dellacasiellus fucosus* (Schmidt A., 1916)
Distribución: EEUU (Arizona, California), México (Baja California, San Luis Potosí).
45. *Dellacasiellus kirni* (Cartwright, 1944)
Distribución: EEUU (Colorado, Illinois, Indiana, Iowa, Kansas, Minnesota, Nebraska, New Mexico, North Dakota, Oklahoma, South Dakota, Texas, Wisconsin), México (Chihuahua).
46. *Dellacasiellus pseudofucosus* Gordon & Skelley, 2007
Distribución: EEUU (California), México (Baja California).
47. *Dellacasiellus ruficlarus* (Fall, 1932)
Distribución: EEUU (Arizona, California, Colorado, Nevada, Oregon, Utah), México (Baja California Sur, Sonora).
48. *Diapterna dugesi* (Bates, 1887)
Distribución: México (Guanajuato, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro).
49. *Drepanocanthoides (sensu lato) larreae* (Horn, 1887)
Distribución: EEUU (Arizona, New Mexico, Texas), México (Chihuahua, Coahuila, Durango).
50. *Flaviellus perfimbriatus* (Gordon, 1977)
Distribución: EEUU (Colorado, Idaho, Nevada, Oregon, Wyoming), México (Chihuahua).
51. *Flaviellus (sensu lato) subtruncatus* (LeConte, 1878)
Distribución: EEUU (desde Arizona y New Mexico a North Dakota), México (indeterminado).
52. *Geomyphilus (sensu lato) barrerae* (Islas, 1956)
Distribución: México (Edo. de México, Veracruz).
53. *Geomyphilus (sensu lato) coronadoi* (Islas, 1956)
Distribución: México (Edo. de México, Morelos).
54. *Geomyphilus (sensu lato) macgregori* (Islas, 1955)
Distribución: México (Morelos).
55. *Geomyphilus (sensu lato) pierai* (Lobo & Deloya, 1995)
Distribución: México (Veracruz).

56. ***Gonaphodiellus bimaculosus* (Schmidt, A., 1909)**
Distribución: Guatemala, México (Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz).
57. ***Gonaphodiellus hoffmanni* (Islas, 1945)**
Distribución: México (Chiapas, Oaxaca).
58. ***Gonaphodiellus opisthius* (Bates, 1887)**
Distribución: Costa Rica, Guatemala, Honduras, México (Chiapas, Colima, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Tlaxcala, Veracruz), Nicaragua.
59. ***Haroldiellus lansbergei* (Harold, 1874)**
Distribución: México (Michoacán, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz).
60. ***Haroldiellus sallei* (Harold, 1863)**
Distribución: Costa Rica, EEUU (costa sureste, desde South Carolina y Florida a Texas), Guatemala, México (Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán), Nicaragua, islas del Caribe.
61. ***Imelda constricticollis* (Bates, 1889)**
Distribución: México (Guerrero).
62. ***Jalisco plumipes* Dellacasa, Gordon & Dellacasa, 2004**
Distribución: México (Jalisco).
63. ***Labarrus lividus* (Olivier, 1789)**
Distribución: Cuba, EEUU (Texas), Guatemala, México?, Nicaragua, Panamá, Santo Domingo, regiones Afrotropical, Neártica, Neotropical y Paleártica.
64. ***Labarrus pseudolividus* (Balthasar, 1941)**
Distribución: México (Aguascalientes, Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, Chiapas, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz, Yucatán, Zacatecas), regiones Afrotropical, Australiana, Neártica y Neotropical.
65. ***Liothorax alternatus* (Horn, 1870)**
Distribución: Canada (desde British Columbia a Manicouagan), EEUU (desde Washington hasta el sudeste de California, hacia el este hasta Michigan), México (Distrito Federal)?
66. ***Liothorax innexus* (Say, 1835)**
Distribución: México (Aguascalientes, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz).
67. ***Liothorax levatus* (Schmidt A., 1907)**
Distribución: México (Chiapas, Durango, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Veracruz).
68. ***Melinopterus (sensu lato) consentaneus* (LeConte, 1850)**
Distribución: Canadá, EEUU (Kansas, New Mexico), México (Durango).
69. ***Mendidius (sensu lato) aculeatus* (Robinson, 1940)**
Distribución: EEUU (California, Nevada, Utah), México (Chihuahua).
70. ***Neotrichonotulus inurbanus* (Gordon & Howden, 1973)**
Distribución: México (Durango).
71. ***Neotrichonotulus perotensis* (Deloya & Lobo, 1995)**
Distribución: México (Veracruz).
72. ***Neotrichonotulus urangai* (Islas, 1955)**
Distribución: México (Edo. de México).
73. ***Nialaphodius nigrita* (Fabricius, 1801)**
Distribución: EEUU (desde South Carolina a Florida, hacia el oeste hasta Texas), México (Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Oaxaca, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sonora, Veracruz, Yucatán), Islas del Caribe, regiones Afrotropical y Neotropical.
74. ***Oscarinus bottimeri* (Cartwright, 1957)**
Distribución: EEUU (Texas), México (Nuevo León).

75. *Oscarinus crassuloides* (Fall, 1907)
Distribución: EEUU (Georgia, de Virginia a Florida, Texas, New Mexico), México (Chihuahua, Hidalgo, Michoacán, Querétaro).
76. *Oscarinus indutilis* (Harold, 1874)
Distribución: Costa Rica, Guatemala, México (Chiapas, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora, Veracruz, Zacatecas).
77. *Oscarinus spiniclypeus* (Hinton, 1934)
Distribución: México (Distrito Federal, Edo. de México).
78. *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758)
Distribución: México (Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León), región Holártica.
79. *Oxyomus setosopunctatus* Schmidt A., 1911
Distribución: México (Hidalgo, Edo. de México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Veracruz).
80. *Pardalosus pardalis* (LeConte, 1857)
Distribución: Canadá (British Columbia), EEUU (desde California hasta Washington, Nebraska), México (Sonora).
81. *Pardalosus pseudopardalis* Gordon & Skelley, 2007
Distribución: EEUU (California), México (Sonora).
82. *Pardalosus (sensu lato) pumilio* (A. Schmidt, 1907)
Distribución: EEUU (Sudoeste de EEUU, New Mexico), México (Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí, Veracruz, Zacatecas).
83. *Pardalosus (sensu lato) serval* (Say, 1835)
Distribución: EEUU (de Pennsylvania a South Carolina, oeste de Kansas y Texas), México (Nuevo León).
84. *Pharaphodius (sensu lato) oleosus* (Harold, 1871)
Distribución: México (Durango, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos).
85. *Planolinellus vittatus* (Say, 1825)
Distribución: México (Chihuahua, Chiapas, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora, Tabasco, Tlaxcala, Veracruz, Zacatecas), región Holártica.
86. *Planolinoides duplex* (LeConte, 1878)
Distribución: Canadá, EEUU (Colorado), México (Durango).
87. *Planolinoides neotomae* (Fall, 1907)
Distribución: EEUU (California, Oregon), México (Veracruz).
88. *Planolinus tenellus* (Say, 1823)
Distribución: Canadá (Quebec), EEUU (territorios occidentales y noroccidentales, Alaska, North Carolina, South Carolina, New Mexico), México (Guerrero, Veracruz).
89. *Pseudagolius (sensu lato) bicolor* (Say, 1823)
Distribución: Canadá, EEUU (Texas), México (Sonora).
90. *Pseudagolius caballeroi* (Islas, 1945)
Distribución: México (Colima).
91. *Pseudagolius coloradensis* (Horn, 1870)
Distribución: Canadá (Alberta, Manitoba), EEUU (Arizona, Colorado, Iowa, Minnesota, Montana, Nebraska, New Mexico, North Dakota, Oklahoma, South Dakota, Wyoming), México (Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala, Veracruz, Zacatecas).
92. *Pseudagolius warneri* Gordon & Skelley, 2007
Distribución: EEUU (Arizona), México (Sinaloa, Sonora).
93. *Pseudogonaphodiellus zdzislawae* Dellacasa, Gordon & Dellacasa, 2007
Distribución: México (Guerrero, Oaxaca).

94. *Rugaphodius rugatus* (Schmidt A., 1907)
Distribución: EEUU (California), México (Baja California).
95. *Schaefferellus arizonensis* (Schaeffer, 1907)
Distribución: EEUU (Arizona), México (Durango).
96. *Stenothorax sparsus* (LeConte, 1878)
Distribución: EEUU (California, Oregon), México (Chihuahua).
97. *Tetraclipeoides (sensu lato) aemulus* (Horn, 1887)
Distribución: EEUU (Arizona), México (Chihuahua).
98. *Tetraclipeoides (sensu lato) dentiger* (LeConte, 1858)
Distribución: EEUU (Arizona, New Mexico, Texas), México (Chihuahua).
99. *Tetraclipeoides (sensu lato) giulianii* (Gordon, 1977)
Distribución: México (Chihuahua).
100. *Trichaphodiellus brasiliensis* (Laporte de Castelnau, 1840)
Distribución: México?, región Neotropical.
101. *Trichonotuloides glyptus* (Bates, 1887)
Distribución: México (Colima, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Edo. de México, Oaxaca, Puebla, Veracruz).
102. *Xeropsamobeus (?) asellus* (Schmidt, A., 1907)
Distribución: EEUU (Texas), México (Durango).
103. *Xeropsamobeus desertus* (Van Dyke, 1918)
Distribución: EEUU (California), México (Baja California, Sonora).
104. *Xeropsamobeus (sensu lato) scabriceps* (LeConte, 1878)
Distribución: EEUU (Colorado, Texas), México (Nuevo León).

Tribu Didactyliini

105. *Aidophus flaveolus* (Harold, 1867)
Distribución: México (Yucatán?), región Neotropical.
106. *Aidophus notatus* (Harold, 1859)
Distribución: México (Campeche, Edo. de México, Tabasco, Veracruz).

Tribu Proctophanini

107. *Australaphodius frenchi* (Blackburn, 1892)
Distribución: EEUU (California), México (Tamaulipas?), regiones Afrotropical, Australiana, Neártica y Neotropical.